

COMPORTEMENTS RACINAIRE ET AÉRIEN CHEZ LES PLANTES LIGNEUSES DE LA FORÊT TROPICALE HUMIDE (SUD-OUEST DE LA CÔTE D'IVOIRE)

F. KAHN

KAHN, F. — 18.03.1980. Comportements racinaire et aérien chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire), *Adansonia*, ser. 2, 19 (4) : 413-427. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : L'analyse du comportement spatial des systèmes racinaires des Dicotylédones ligneuses de la forêt tropicale humide (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire) témoigne d'une contraction de l'enracinement en rapport à l'involution de l'appareil aérien. Certaines formes cependant font exception, ce qui impose plusieurs remarques sur l'évolution des plantes ligneuses au sein de l'ensemble forestier.

ABSTRACT : The analysis of spatial behaviour of root systems of woody dicot in tropical rain forest of S.-W. Ivory Coast shows a contraction of the root system correlated with the involution of aerial parts. However, some plants do not behave this way, which leads to some remarks about the evolution of woody plants in the global forest structure.

Francis Kahn, INPA - Ecologia, C.P. 478, 69000 Manaus, Brésil.

Les observations présentées ont été obtenues lors de recherches effectuées dans le cadre du *Projet Taï* (MAB 1), Programme 03 : évolution de la végétation¹.

Cet exposé généralise des observations portant sur l'enracinement des plantes forestières du Sud-Ouest ivoirien (régions de Taï, Soubré, Grabo, Monogaga).

Les systèmes racinaires sont déterrés à l'aide de pioches, piochons, machettes. Pour suivre le comportement racinaire d'une espèce donnée, nous déracinons plusieurs pieds de différente taille, de la plantule à la forme « adulte » arbustive ou arborescente.

ENRACINEMENT ET STRUCTURE FORESTIÈRE

Nous décrivons les enracinements des plantes ligneuses forestières en fonction de leur situation dans l'ensemble structural forestier. Pour cela nous considérerons trois niveaux : les émergents et constituants de la strate

1. Le *Projet Taï* est une étude pluridisciplinaire des caractéristiques de l'écosystème de la forêt Taï et de ses modifications, confiée par le Ministère de la Recherche Scientifique de la Côte d'Ivoire à l'O.R.S.T.O.M. et à l'Institut Universitaire d'Ecologie Tropicale (I.U.E.T.) ivoirien dans le cadre du Programme sur l'Homme et la Biosphère (M.A.B.) de l'UNESCO.

supérieure (arbres de 30 à 50 m de haut); les arbres des ensembles sous-jacents (de 15 à 25 m); les arbustes du sous-bois.

1. L'enracinement des grands arbres présente un enchaînement dans la production et le développement des axes racinaires qui aboutit à l'exploitation complète de l'espace disponible.

La plantule élabore un pivot effilé d'où sont issus des brachyrhizes¹ (Pl. 1,1). Ce pivot s'accroît et produit les premiers macrorhizes¹ plagiotropes qui restent grêles (Pl. 1,2).

A cette première phase succède une phase d'accroissement en profondeur due, le plus souvent, à la production de pivots de remplacement après traumatisme du méristème apical de l'axe initial. Corrélativement, la base du pivot s'épaissit (Pl. 1,3).

L'augmentation du diamètre des axes latéraux est, jusqu'ici, peu sensible. Ces axes se développent progressivement, éloignant les zones d'exploitation du tronc. Leur développement, s'il est lent, est considérable et le système latéral devient spatialement prépondérant (Pl. 1,5, 6).

L'espace proximal du tronc délaissé par la croissance des macrorhizes latéraux est secondairement exploité par des macrorhizes issus des contreforts ou des principaux axes II (Pl. 1,7).

Généralement le tronc se poursuit dans le sol par un pivot fortement conique, multifide. De nombreuses racines verticales sont produites sous les contreforts et à la base des principaux axes latéraux, ces axes pivotants souvent grêles sont dépourvus de système latéral (Pl. 1,4).

La planche 1 schématise l'enracinement des grands arbres, elle synthétise les données observées chez *Ceiba pentandra* Gaertn., *Tarrietia utilis* (Sprague) Sprague, *Piptadeniastrum africanum* (Hook. f.) Brenan, *Plagiosiphon emarginatus* (Hutch. & Dalz.) J. Léonard, *Parinari excelsa* Sabine...

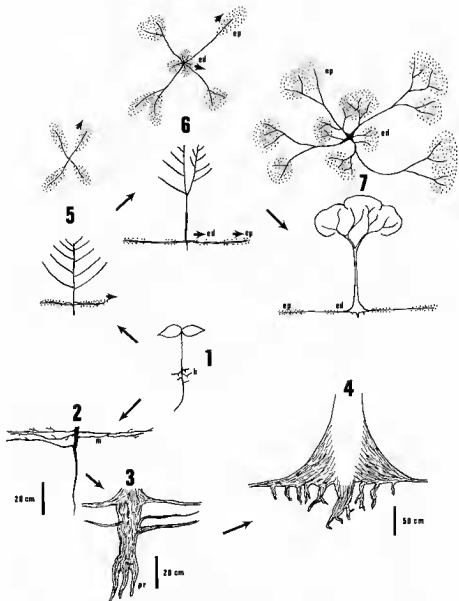
L'enracinement est comparable chez ces grands arbres, particulièrement au niveau du système plagiotrope qui s'établit selon deux vagues : les macrorhizes plagiotropes produits chez la jeune plante éloignent, au cours de leur développement, les zones d'exploitation du tronc, l'espace proximal ainsi délaissé est secondairement envahi par des macrorhizes dont la production et le développement constituent une deuxième vague plagiotrope².

2. Les enracinements des arbres qui s'épanouissent entre 15 et 25 m peuvent se répartir en deux groupes :

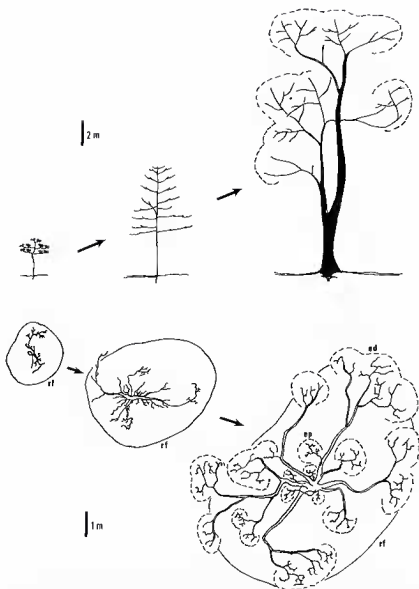
— les espèces qui réalisent l'enracinement décrit chez les grands arbres, mais à une échelle plus petite relative à leur taille plus faible. C'est le cas de *Corynanthe pachyceras* K. Schum., arbre de 25 m de haut, qui présente une nette occupation secondaire de l'espace proximal (Pl. 2), et

1. Pour les termes de structures racinaires, voir KAHN (1977).

2. Ces vagues ne correspondent pas forcément à des processus morphogénétiques d'initiation de méristèmes racinaires, nous n'envisageons que la réalisation spatiale des axes racinaires.



Pl. 1. — Enracinement des grands arbres : 1-4. Évolution du système pivotant : 1, pivot chez la plantule qui, dans un premier temps, produit des brachyrhizes (*b*); 2, le pivot croît et produit les premiers macrorhizes plagiotropes (*m*); 3, l'accroissement en profondeur est ensuite assuré par la production de pivots de remplacement (*pr*) après traumatisme de l'apex de l'axe initial, corrélativement le diamètre basal s'épaissit; 4, chez l'arbre, de nombreux axes pivotants sont produits à la base des principaux axes latéraux. — 5-7. Évolution du système plagiotrope qui est produit en deux phases successives : les macrorhizes plagiotropes issus du pivot éloignent au cours de leur croissance les zones d'exploitation du tronc et délaissent ainsi l'espace proximal qui est secondairement envahi par de nouveaux macrorhizes issus du pivot, des contreforts ou de la base des principaux axes latéraux (*ed* : zone d'exploitation distale; *ep* : zone d'exploitation proximale).



Pl. 2. — Enracinement de *Corynanthe pachyceras* K. Schum. qui réalise une nette exploitation secondaire de l'espace proximal. (ed : zone d'exploitation distale; ep : zone d'exploitation proximale; rf : recouvrement foliaire).



Pl. 3. — Système racinaire de *Xylopta quintasii* Engl. & Diels (photo F. KAHN, août 1978). Production secondaire de macrorhizes plagiotropes à croissance oblique dans l'espace proche du tronc. (Echelle : cf. Pl. 10).

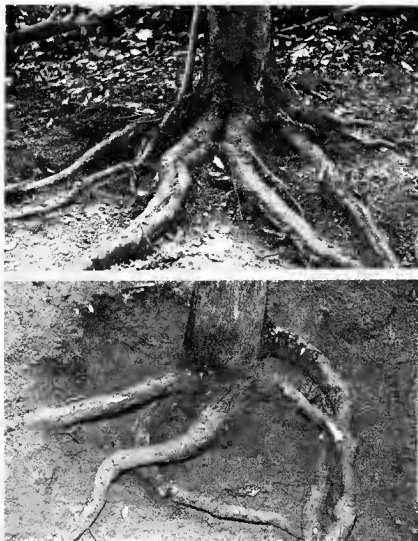
de *Xylopta quintasii* Engl. & Diels (18 m) qui produit secondairement des axes plagiotropes obliques à la face inférieure des principaux axes latéraux (Pl. 3);

— les espèces dont l'enracinement se limite essentiellement à la production d'une seule vague plagiotrope. Ainsi, l'enracinement de *Diospyros mannii* Hiern (15-18 m) et de *Diospyros sanza-minika* A. Chev. (20-22 m) diffère des précédents (Pl. 4) : le système latéral plagiotrope est constitué des macrorhizes mis en place chez la jeune plante, ces axes se sont développés et ont repoussé progressivement les zones d'exploitation délaissant plus ou moins l'espace proximal; chez *Diospyros mannii* Hiern, à partir de la base du tronc, de fins macrorhizes peuvent être secondairement produits en faible nombre; une telle production est quasiment inexistante chez *Diospyros sanza-minika* A. Chev.

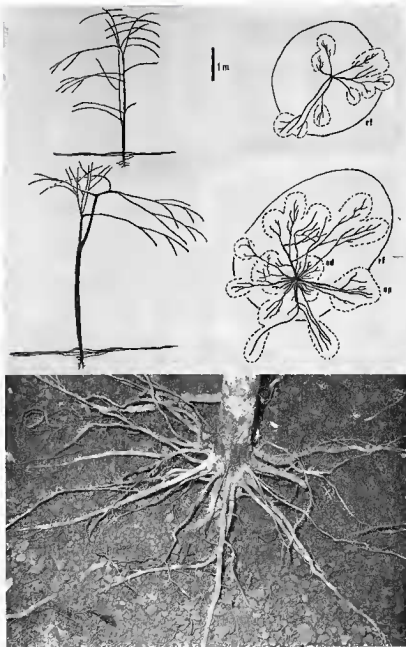
3. Les enracinement des plantes ligneuses du sous-bois se répartissent également en deux groupes :

— Ceux qui tendent à reproduire l'enracinement des grands arbres. *Drypetes gilgiana* (Pax) Pax & K. Hoffm. illustre ce premier groupe (Pl. 5); des macrorhizes plagiotropes sont secondairement produits à partir de la base du pivot et exploitent l'espace proximal plus ou moins isolé par la croissance des premiers axes latéraux.

De nombreuses espèces appartiennent à ce groupe, comme *Drypetes aylmeri* Hutch. & Dalz., *Memecylon guineense* Keay, *Memecylon golaense*



Pl. 4. — *En haut* : Système racinaire de *Diospyros mamii* Hiern (Échelle : cf. Pl. 10, 3); *en bas* : Système racinaire de *Diospyros sanzaniensis* A. Chev. (Échelle : cf. Pl. 10, 1). Le système plagiotrope est assuré par la production d'une seule vague de macrorhizes. L'espace proximal délaissé n'est pas secondairement exploité. — Photos F. KAHN, août 1978.



Pl. 5. — *En haut* : Évolution de l'enracinement de *Drypetes gilgiana* (Pax) Pax & K. Hoffm.; *en bas* : Système plagiotrope de *D. gilgiana* (Pax) Pax & K. Hoffm. De fins macrorhizes sont secondairement émis, à partir du collet; ils exploitent l'espace proche du tronc. (*ed* : zone d'exploitation distale; *ep* : zone d'exploitation proximale; *rf* : recouvrement foliaire). — Photo F. KAHN, août 1978.

Bak., *Masobotrya barteri* (Baill.) Hutch., *Neoslatiopsis kamerunensis* Engl., *Microdesmis puberula* Hook. f. ex Planch., *Heisteria parvifolia* Sm., *Napoleonæa leonensis* Hutch. & Dalz... Ces arbustes sont très fréquents dans le sous-bois et s'épanouissent entre 3 et 10 m.

— Ceux qui marquent une réduction accrue des modalités d'occupation du sol.

Ainsi *Craterispermum caudatum* Hutch., arbuste de 7 m, ne présente qu'une seule vague de macrorhizes plagiotropes qui sont produits en faible nombre et se développent rapidement. L'espace proche du tronc est délaissé (Pl. 6).

Mais si la plante n'a pas une ampleur spatiale suffisante pour isoler par la croissance de ses axes latéraux la zone proche du tronc, la seule vague plagiotrope assure alors une occupation complète de l'espace périphérique. C'est le cas de *Paracoffea ebracteolata* (Hiern) Leroy (Pl. 6) et de nombreuses espèces du sous-bois dont les feuillages s'étagent entre 1 et 3 m : *Carpolobia lutea* G. Don, *Heinsia crinita* (Afzel.) G. Tayl., *Gærtnera cooperi* Hutch. & Dalz., *Rothmannia longiflora* Salisb., *Ouratea morsonii* Hutch. & Dalz...

Enfin, les espèces monocauls de petite taille (0,5-1 m), comme *Ouratea duparquetiana* (Baill.) Gilg et *Pycnocomma macrophylla* Benth., ne produisent que quelques macrorhizes plagiotropes à partir du pivot (Pl. 7, 1, 2) et accentuent ainsi une résorption de la production plagiotrope.

Il ressort de ces descriptions :

— d'une part, que les modalités de l'occupation du sol se simplifient au fur et à mesure que l'on descend dans la structure forestière : chez les grands arbres, l'enracinement comprend deux vagues plagiotropes, chez les arbustes du sous-bois, il se limite à la production d'une seule vague plagiotrope de faible intensité chez les petites espèces monocauls ;

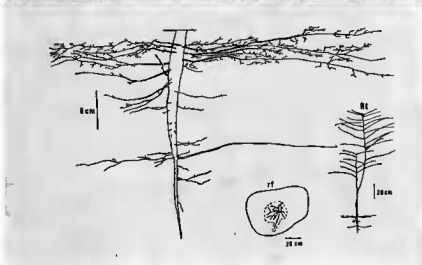
— mais d'autre part, que ce gradient n'est pas continu puisque des espèces arborescentes peuvent ne produire qu'une seule vague plagiotrope.

ENRACINEMENT ET COMPORTEMENT AÉRIEN

OLDEMAN (1974) a montré que le comportement aérien des plantes ligneuses forestières se simplifie également des ensembles structuraux supérieurs aux ensembles inférieurs.

Chez les grands arbres, l'occupation de l'espace aérien s'effectue en plusieurs phases : tout d'abord, la réalisation du modèle de croissance¹, puis la multiplication de ce modèle qui se reproduit par vagues successives, les répétitions du modèle étant à chaque nouvelle vague plus réduites et corrélativement plus nombreuses. L'auteur distingue par analogie de leur physionomie des répétitions arborescentes, arbustives, frutescentes et herbacées.

1. Notion définie par HALLÉ & OLDEMAN (1970).



Pl. 6. — *En haut* : Système racinaire de *Craterispermum caudatum* Hutch. : Une seule vague de macrorhizes plagiotropes est produite à partir du pivot, l'espace proximal délaissé n'est pas secondairement exploité; *En bas* : Système racinaire de *Paracoffia ebracteolata* (Hiern) Leroy : Une seule vague plagiotrope assure la complète exploitation de l'espace périphérique. (*Rt* : réiteration traumatique). — Photo F. KAHN, août 1978.

Seuls les arbres des ensembles supérieurs réalisent la série complète des vagues réitératives. « Chez les arbres bas, la réitération n'est jamais arborescente, mais d'emblée arbustive. Dans la cime d'un arbuste, la première réitération est frutescente, et chez l'arbrisseau, il n'existe qu'une réitération herbacée... » (*ibid.* : 86).

Ainsi, les arbustes forestiers ne réalisent-ils qu'une partie des modalités spatiales observées chez les grands arbres.

Les arbrisseaux dont l'enracinement ne produit et ne développe qu'une seule vague racinaire plagiotrope se limitent, au niveau aérien, à la seule réalisation du modèle de croissance. Il en est ainsi pour les espèces du type *Paracoffea ebracteolata* (Hiern) Leroy et les petites monocauls du sous-bois¹. Ces arbrisseaux présentent alors un état semblable, au plan statique et non dynamique, à celui d'un jeune arbre réalisant son modèle.

Par contre, les arbustes qui amorcent une deuxième vague racinaire plagiotrope produisent des réitérations herbacées et frutescentes, ce que l'on observe chez les espèces du type *Drypetes gilgiana* (Pax) Pax & K. Hoffm...

Vers les ensembles supérieurs, cette évolution s'accroît et aboutit aux comportements racinaire et aérien des grands arbres.

Cependant, nous avons constaté qu'un tel gradient de complication de l'enracinement, du sous-bois à la voûte, n'est pas continu.

— En effet, *Craterispermum caudatum* Hutch. (7 m), *Diospyros mannii* Hiern (15-18 m), *Diospyros sanza-minika* A. Chev. (20-22 m) (Pl. 6 et 4) ne produisent qu'une seule vague plagiotrope. Le système racinaire latéral se limite au développement des macrorhizes plagiotropes mis en place chez la jeune plante, et en ce sens, il se comporte comme celui des arbrisseaux qui, au niveau aérien, restent conformes à leur modèle; la principale différence porte alors sur le déploiement spatial des structures racinaires qui s'accroît d'autant plus que l'arbuste ou l'arbre est grand. L'architecture aérienne de ces espèces est également remarquable (Pl. 7,3 et 8). Elles ne pratiquent pas la réitération par vagues successives², mais élaborent des formes arbustives ou arborescentes essentiellement par la seule réalisation de leur modèle qui accuse, en conséquence, un déploiement des structures séquentielles.

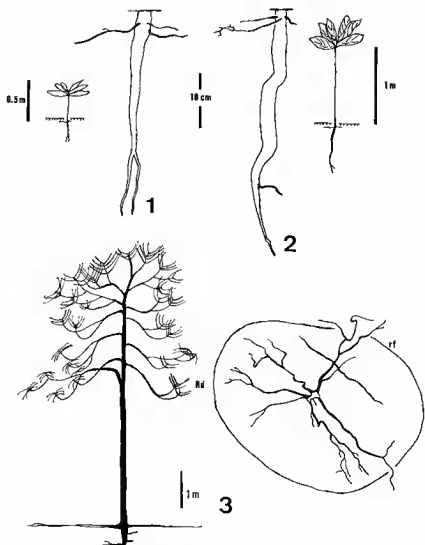
— Enfin, certaines espèces arborescentes produisent, au niveau racinaire, une deuxième vague plagiotrope qui assure l'exploitation secondaire de l'espace proximal, mais elles se limitent, au niveau aérien, à la

1. La réitération traumatique (rejet) peut se produire; elle est directement liée à un traumatisme et ne constitue pas un mécanisme spécifique de l'occupation de l'espace.

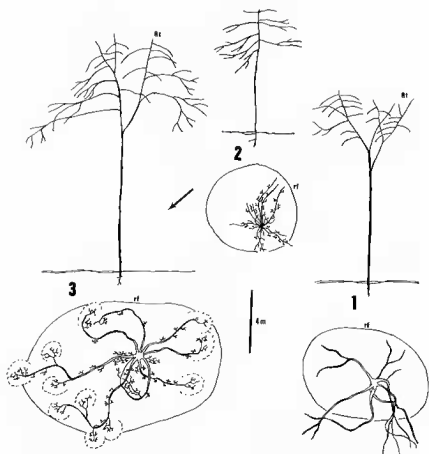
2. A. SANTOS (1977) qualifie ce mécanisme de réitération par vagues successives de « réitération profonde »; il élabore les grands édifices arborescents.

La réitération qui résulte de la différenciation de la branche séquentielle à une autre signification : il s'agit d'un phénomène tardif qui n'élabore pas la forme arborescente mais constitue l'accroissement ultime du feuillage. Ce mode de réitération, de faible ampleur spatiale, existe chez *Craterispermum caudatum* Hutch. (Pl. 7); il se rencontre également chez *Diospyros mannii* Hiern et *Diospyros sanza-minika* A. Chev.

Quant aux réitérations représentées chez ces deux espèces (Pl. 8,1 et 3), elles sont la conséquence de traumatisme qui aboutit au développement de deux axes principaux dédoublant la cime (cf. note précédente).

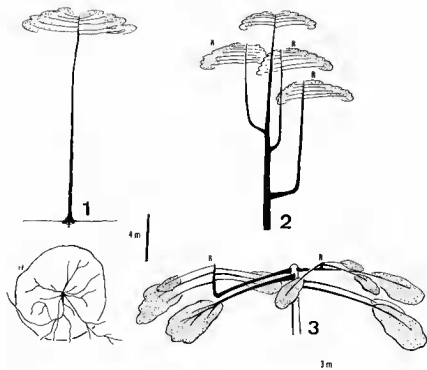


Pl. 7. — 1, Système racinaire de *Pycnocoma macrophylla* Benth.; 2, Système racinaire de *Ouratea duparquetiana* (Baill.) Gilg. Le système racinaire des petites monocauls du sous-bois se caractérise par la faible production du système plagiotope. — 3, Architecture aérienne de *Craterispermum caudatum* Hutch. et recouvrement racinaire (rf: recouvrement foliaire; Rd : rénovation par dédifférenciation de l'axe séquentiel).



Pl. 8. — Architecture aérienne et recouvrement racinaire : 1, *Diospyros sanzaminika* A. Chev.; 2, et 3, *Diospyros mannii* Hiern à deux stades de développement. (rf : recouvrement foliaire; Rt : réitération (traumatique).

seule réalisation du modèle. De tels comportements se rencontrent chez *Xylopia quintasii* Engl. & Diels (Pl. 9,1), *Xylopia parvifolia* (A. Rich.) Benth., *Allanblackia floribunda* Oliv., *Cleistopholis patens* (Benth.) Engl. & Diels..., et à une échelle plus grande, chez *Symphonia globulifera* L. f. et *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. Ces arbres constituent un plumeau terminal de branches phylloformes qu'ils disposent dans les trouées de la voûte forestière. Une telle stratégie exclut un développement latéral important, ces espèces ne pratiquent pas la réitération par vagues successives qui constitue en fait le principal mécanisme d'extension latérale des ramures. Cependant, chez les plus grandes espèces comme *Symphonia*



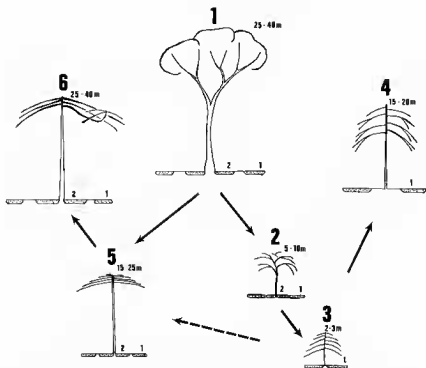
Pl. 9. — Architecture aérienne et recouvrement racinaire : 1, *Xylopia quintasil* Engl. & Diels. (rf : recouvrement foliaire). — Architecture aérienne : 2, *Symphonia globulifera* Linn. f.; 3, *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. Ces espèces élaborent des formes arborescentes de grande taille, principalement à partir des axes du modèle, les réitérations sont très peu abondantes et elles n'apparaissent que tardivement, elles ne constituent pas un mécanisme d'élaboration de la forme arborescente. (R : réitération).

globulifera L. f. et *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., la réitération existe, mais elle consiste alors en la reproduction en faible nombre de la forme initiale (Pl. 9, 2 et 3).

REMARQUES SUR L'ÉVOLUTION DES PLANTES LIGNEUSES FORESTIÈRES

« Un fait est tout à fait frappant : la phylogénie des Dicotylédones est caractérisée par une très forte tendance à la contraction » (G. MANGENOT, 1973 : 127). Chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide, des grands arbres aux arbrisseaux du sous-bois, l'enracinement témoigne d'une contraction par simplification des modalités de l'occupation du sol. Ce processus correspond également à une simplification de la stratégie de l'appareil aérien.

Ainsi les arbres constituent de grands édifices par les nombreuses réitérations successivement arborescentes, arbustives, frutescentes et herbacées, et leur production racinaire plagiotrope s'effectue selon deux vagues. Les arbustes du sous-bois ne réalisent que des réitérations frutescentes et herbacées, et amorcent la deuxième vague racinaire plagiotrope. Enfin, les arbrisseaux se limitent aux seules réalisations spatiales du modèle de



Pl. 10. — Comportement spatial et évolution chez les plantes ligneuses forestières : 1, L'arbre ; l'appareil aérien résulte de nombreuses réitérations en vagues successives; l'appareil racinaire plagiotrope est produit selon deux vagues correspondant aux zones d'exploitation distale (1) et proximale (2). — 2-3, contraction par réduction des modalités spatiales : 2, arbuste qui, au niveau aérien, réalise des réitérations frutescentes et herbacées et qui, au niveau racinaire, amorce une deuxième vague plagiotrope (cf. *Drypetes gilgiana* (Pax) Pax & K. Hoffm.); 3, arbrisseau qui se limite à la production des axes séquentiels du modèle de croissance et d'une seule vague plagiotrope racinaire (cf. *Paracoffea ebracteolata* (Hiern) Leroy). — 3-4, Déploiement secondaire des appareils aérien et racinaire à partir d'une forme involuée (cf. *Diospyros sanza-minika* A. Chev.). — 1-5, Restriction spatiale, par porte des mécanismes réitératifs, qui adapte la plante à l'exploitation des trouées de la voûte forestière (cf. *Xylopia quintasil* Engl. & Diels). La présence d'un système racinaire développant deux vagues plagiotropes renforce cette hypothèse. (La flèche 3 vers 5 marque une évolution par déploiement et spécialisation du modèle de la forme involuée initiale qui nécessiterait alors la reconstitution d'un système racinaire à deux vagues plagiotropes). — 5-6, Reconstitution d'une forme arborescente par déploiement des structures séquentielles pour l'appareil aérien (cf. *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb.). La réitération existe, mais elle ne constitue pas un mécanisme d'élaboration de la forme arborescente.

croissance et, au niveau racinaire, à la production d'une seule vague plagiotrope.

Une telle progression n'est cependant pas continue. En effet, certaines formes arborescentes ne résultent que de l'extension dans l'espace des structures séquentielles du modèle et ne produisent qu'une seule vague racinaire plagiotrope.

La forme dicotylédonienne arborescente est généralement considérée comme primitive¹. Dans cette optique, la confrontation des différents comportements spatiaux des arbustes et arbres forestiers permet d'appréhender une évolution possible conduisant à ces formes (Pl. 10). Les formes involuées du sous-bois qui se limitent aux réalisations de leur modèle apparaissent alors comme le résultat d'une évolution qui procède par la contraction puis la disparition des processus réitératifs par vagues successives et par la restriction de la production racinaire plagiotrope (Pl. 10, 1, 2, 3). Une telle évolution traduit une spécialisation au sein de l'ensemble forestier pour l'occupation de nouveaux habitats où l'énergie lumineuse est plus faible. Et, dans un tel cadre, le déploiement spatial du modèle observé chez certaines espèces arborescentes (cf. *Diospyros sanza-minika* A. Chev...) peut être considéré comme le résultat d'une évolution secondaire, à partir d'une forme involuée du sous-bois qui permet à la plante de réintégrer des habitats de plus haute énergie lumineuse (Pl. 10, 3, 4).

Alors que d'autres formes arborescentes également limitées à la seule réalisation de leur modèle (cf. *Xylopiya quintasii* Engl. & Diels...) doivent être comprises comme l'aboutissement d'une régression spatiale, par perte des processus réitératifs², qui adapte la plante à l'exploitation des petites trouées de la voûte forestière (Pl. 10, 1, 5), ces formes pourraient par déploiement secondaire restituer de grands arbres, principalement élaborés par les structures séquentielles du modèle de croissance (Pl. 10, 5, 6).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HALLÉ, F. & OLDEMAN, R.A.A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, 178 p., Paris.
- KAHN, F., 1977. — Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale humide, *Candollea* 32 (2) : 327-358.
- MANGENOT, G., 1969. — Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires, *Candollea* 24 (2) : 279-294.
- MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan, Ser. E*, 6 (1).
- OLDEMAN, R.A.A., 1974. — *L'architecture de la forêt guyanaise*, ORSTOM, 204 p., Paris.
- SANTOS, A. CASTRO, 1977. — *Tentative de classification des arbres selon leur capacité de réitération*, Mém. D.E.A. Écologie générale et appliquée, 44 p., Montpellier.

1. Cet aspect a été largement discuté par MANGENOT (1969, 1973).

2. Cette hypothèse est renforcée par le fait que ces espèces, réalisant une deuxième vague de macrorhizes plagiotropes, présentent le comportement racinaire de la forme arborescente primitive.